Vestnik zoologii, **35**(4): 69—72, 2001
© 2001 А. А. Спасский

УДК 576.895.121

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ РОДА *LYRUTERINA* И ЦЕСТОД ПОДОТРЯДА TAENIATA

А. А. Спасский

Институт зоологии АН Республики Молдова, ул. Академическая, 1, Кишинев, 277028 Молдова

Получено 15 ноября 1999

О таксономическом статусе рода *Lyruterina* и цестод подотряда Taeniata. Спасский А. А. — Изложена история изучения парутериноидных цестод рода *Lyruterina*. Предложен новый состав подотряда Taeniata, в который включены 3 группы цепней, различающиеся по характеру жизненного цикла: 1 группа — триксенные паразиты хищных и рыбоядных позвоночных (Gryporhynchidae, Dipylidiidae, Mesocestoididae), которые имеют 3 ларвальные стадии (онкосфера, церкоид, тетратиридий или арматиридий) и соответственно 3 категории хозяев: первый промежуточный, второй промежуточный, дефинитивный; 2 группа — диксенные паразиты хищных теплокровных позвоночных — Taeniidae и Paruterinidae, в жизненном цикле которых 2 личинки (онкосфера и цистицерк или арматиридий) и 2 хозяина (промежуточный и дефинитивный, оба — позвоночные); 3 группа — диксенные паразиты нехищных птиц (Biuterinidae, Metadilepididae, Anonchotaeniidae), жизненные циклы большинства видов неизвестны. В состав биутеринид включены *Lyruterina* и *Metroliasthes*, у которых церкоид типа церкоцисты, промежуточный хозяин — насекомые, окончательные хозяева — куриные.

Ключевые слова: Taeniata, Taeniidae, Gryporhynchidae, Dipylidiidae, Mesocestoididae, Paruterinidae, Biuterinidae, Metadilepididae, Anonchotaeniidae, *Lyruterina*.

On the Taxonomic Status of the Genus *Lyruterina* and Cestodes of Suborder Taeniata. Spasskiy A. A. — The history of the paruterinoid cestodes from the genus *Lyruterina* is presented. The new composition of the suborder Taeniata is proposed. Three following groups of tapeworms differing in the life cycle peculiarities are included into the suborder. 1. Trixenic parasites of predacious and fish-eating vertebrates (Gryporhynchidae, Dipylidiidae, Mesocestoididae) with three larval stages (oncosphere, cercoid, tetrathyridium or armatetrathyridium) and three corresponding host categories (first intermediate, second intermediate, final). 2. Dixenic parasites of predacious warm-blooded vertebrates (Taeniidae, Paruterinidae) with two larvae (oncosphere and cysticercus on armathyridium) and two hosts (intermediate and final, both vertebrate). 3. Dixenic parasites of non-predatory birds (Biuterinidae, Metadilepididae, Anonchotaeniidae) with unknown life cycles of most of the species. *Lyruterina* and *Metroliastes*, with cercocystis type of cercoid, insect intermediate hosts and Galliformes as final host, are included into biuterinids.

Key words: Taeniata, Taeniidae, Gryporhynchidae, Dipylidiidae, Mesocestoididae, Paruterinidae, Biuterinidae, Metadilepididae, Anonchotaeniidae, *Lyruterina*.

В конце XIX в. в Италии по материалу от перепела *Coturnix coturnix* была описана своеобразная циклофиллидная цестода — *Taenia nigropunctata* Crety, 1890, резко отличающаяся от настоящих тений невооруженным сколексом без хоботка и крючьев, расположением семенников преимущественно позади яичника, пузыревидной маткой без боковых отростков и наличием особого околоматочного (парутеринного) органа весьма характерного строения. Он появляется чаще впереди матки в виде длинной полой трубки, передний расширенный конец которой окружен сферическим скоплением особых паренхиматозных клеток, превращающимся к концу онтогенеза члеников в плотную волокнистую оболочку, одевающую скопление зрелых яиц. У типичных тений хоботок ствола с многочисленными боковыми ветвями, парутепинный орган отсутствует, и яйца распространяются во внешней среде поодиночке.

Известный санктпетербургский зоолог Н. А. Холодковский отнес *T. nigropunctata* к новому роду *Rhabdometra* Cholodkowsky, 1906, типовой вид которого *R. tomica* Cholodkowsky, 1906 также инвазирует диких куриных разных видов и родов. Не вполне удачно О. Фурманн (Fuhrmann,1907; 1932) перевел род *Rhabdometra* и вместе с ним *R. nigropunctata* (Crety, 1890) в подсемейство Paruterininae Fuhrmann, 1907 семейства Dilepididae Fuhrmann, 1907. Академик К. И. Скрябин (1940) обосновал самостоятельность семейства парутеринид и поместил его в подотряд Hymenolepidata Skrjabin, 1940, со-

хранив семейство тениид в подотряде Taeniata Skrjabin et Schulz, 1937. Позднее парутеринидные цепни были перенесены в подотряд тениат (Спасский, Спасская, 1975).

В сводке мировой фауны парутеринид Е. М. Матевосян (1969) надсемейство Paruterinoidea Fuhrmann, 1907 подразделяет на 3 семейства (Paruterinidae, Biuterinidae и Anonchotaeniidae) и выделяет 2 подсемейства: Rhabdometrinae Mathevossian, 1965 и Orthoskrjabiniinae Mathevossian, 1966. В монографии Л. П. Спасской и А. А. Спасского «Цестоды птиц Тувы» (1971) был обоснован новый род *Lyruterina* Spasskaya et Spassky, 1971, с типовым видом *Lyruterina nigropunctata* (Crety, 1890), который сохранился в составе подсемейства рабдометрин. В то время парутериниды еще оставались в составе подтряда гименолепидат. Вскоре была установлена их тесная генеалогическая связь с тениидами, и надсемейство Paruterinoidea Fuhrmann, 1907, включая семейства Biuterinidae Meggitt, 1927, Anonchotaeniidae Mathevossian, 1965 и Metadilepididae Spassky, 1959 из подотряда Hymenolepidata, переместилось (Спасский, Спасская, 1975) в подотряд Taeniata, куда впоследствии мы перевели также семейства Gryporhynchidae Spasskaya et Spassky, 1973 (паразиты рыбоядных птиц), Dipylidiidae Stiles, 1896 (паразиты хищных млекопитающих) и Mesocestoididae Perrier, 1897, облигатные паразиты хищных млекопитающих и птиц, но способные инвазировать в ленточной стадии и у других наземных позвоночных, в частности грызунов.

В сводке под броским названием "Advantes of the zoology of tapeworms, 1950—1970" (Wardle, McLeod, Radinovsky, 1974) десятки описанных советскими авторами в этот период таксонов группы семейства и родов, в том числе и надсемейство Paruterinoidea, семейства Metadilepididae, Anonchotaeniidae и др., даже не упоминаются, а парутериноидные цепни распределены между двумя отрядами: Biuterinidae сохранены в рамках отряда Cyclophyllidea, семейства Paruterinidae, Dipylidiidae и Dilepididae перенесены в новый (и явно неправомочный, как и все другие выделенные этими авторами отряды) отряд Dilepididea, а родственное парутеринидам и дипилидиидам семейство тениид зачислено в третий отряд — Taeniidea. Необоснованно он также назван новым, хотя многие десятки лет фигурирует в научной литературе как синоним отряда Cyclophyllidea. Таксономические нововведения упомянутых авторов столь далеки от современной зоологической систематики, что нет смысла их анализировать и тем более относить к разряду достижений. Следует добавить, что проигнорированы сотни работ по зоологии ленточных гельминтов, изданные за 1950—1970 гг. учеными крупнейшей в мире советской гельминтологической школы, и создано превратное представление о состоянии мировой гельминтологии, паразитологии, филогенетики плоских червей.

Значительно более внимательным оказался Д. Шмидт (Schmidt, 1986), который в определителе цестод перечисляет уже около половины наших работ, но не использует и не обсуждает изложенные в них таксономические выводы и построения. Принятая им схема классификации цепней, начиная от рода и выше, крайне архаична и не может быть рекомендована. Но в отношении перечня видов это пока наиболее полная сводка, она составлена вполне добросовестно и заслуживает одобрения. Однако распределение видов по родам и таксонам более высокого ранга в большинстве случаев проведено неудачно и подлежит радикальной переработке. Достаточно сказать, что почти все (за редким исключением) виды подсемейства Raillietininae Lopez-Neyra, 1943 включены в род *Raillietina* Fuhrmann, 1920, а в действительности в составе этого подсемейства существует до полсотни родов.

Д. Шмидт (Schmidt, 1986) возвращает род *Lyruterina* в подсемейство Paruterininae, к которому он не имеет прямого отношения. Равным образом, *Metadilepis* Spassky, 1947 и другие роды метадилепидид, *Gryporhynchus* Nordman, 1832 и прочие многочисленные цепни семейства Gryporhynchidae Spassky et Spasskaya, 1973 вновь оказались в составе подсемейства Dilepidinae Fuhrmann, 1907, хотя последнее представляет подотряд Hymenolepidata, а предыдущие таксоны входят в подотряд Taeniata. Сюда же относим и семейство Dipylidiidae Stiles, 1896, которое Д. Шмидт также поместил в семейство дилепидид. Типовые роды семейств Biuterinidae и Anonchotaeniidae он возвращает в состав подсемейства Paruterininae, где они явно «не умещаются». Но в этом есть и рациональное зерно: фактически упомянутые таксоны из подотряда гименолепидат возвращаются в подотряд тениат, куда мы их поместили в 1975 г.

В 1989 г. вышел из печати 33-й том серии «Фауна Украины» с изложением результатов детальных исследований давенеоидных и парутериноидных цепней. Автор В. В. Корнюшин (1989) изучил выявленные на территории Украины виды этих цестод. Почти для каждого из них он составил подробное описание, иллюстрированное многочисленными четкими оригинальными рисунками; одновременно дается их биологическая и зоогеографическая характеристики. Описан ряд новых видов и новый род биутеринид. Надо отметить высокое качество текста морфологического описания не только новых, но и ранее известных видов, умение автора подметить существенные детали строения, ускользавшие из поля зрения предыдущих исследователей. Весьма обстоятельно изложены и данные о географическом распространении, биологии, истории изучения каждого вида и таксона более высокого ранга.

В. В. Корнюшин (1989) приводит и новое описание лирутерины с серией рисунков и текст родового диагноза, который, однако, следует дополнить сведениями о строении зрелого парутеринного органа. Последний формируется у переднего конца его трубковидной части и превращается в шаровидную толстостенную капсулу, облекающую все яйца, созревшие в данной проглоттиде. В составе подсемейства Rhabdometrinae упомянутый род автор переместил в семейство Idiogenidae Fuhrmann, 1907, но вскоре (Georgiev, Kornyushin, 1994) возвратил в семейство парутеринид, что нам более импонирует, но нуждается в обсуждении.

Семейство идиогенид и надсемейство Davaineoidea Braun, 1900 в целом мы оставляем в составе подотряда Davaineata Skrjabin, 1900, а надсемейства Paruterinoidea и Biuterinoidea переводим из подотряда гименолепидат в подотряд Taeniata Skrjabin et Schulz, 1937. Мы предполагаем, что *Lyruterina* филогенетически близка *Sphaeruterina* Johnston, 1914 (паразиты воробьиных и дятлообразных) и *Metroliasthes* Ransom, 1900 (паразиты куриных птиц). Сферутерина очень сходна с *Lyruterina* морфологически, причем не только в строении и топографии гениталий, но и в тонких анатомических деталях парутеринного органа и способе их формирования в ходе онтогенеза. Такое совпадение трудно, почти невозможно, представить как результат параллелизма эволюции, как конвергенцию. Сферутерина отличается от лирутерины наличием хорошо развитого хоботка, вооруженного двойной короной крючьев. Но это различие не столь существенно, так как у *Lyruterina nigropunctata* (типовой вид) их отсутствие — результат редукции в недалеком прошлом. У нее сохранился довольно крупный, диаметром 0,090 мм (Корнюшин, 1998; с. 113, рис. 35, а) рудимент хоботка.

С *Metroliasthes lucida* Ransom, 1909 лирутерину сближает характер строения и морфогенеза ларвоцисты типа церкоцисты с хорошо развитой дупликатурой стенки тела, образующей вокруг втянутого сколекса дополнительную многослойную защитную оболочку (Смигунова, 1991; рис. 1). В ходе ларвоцистогенеза в теле промежуточного хозяина личинка *M. lucida* проходит стадию метамеры, что характерно именно для церкоидов типа церкоцисты. Строение этой второй личинки (первая личинка у цепней — это онкосфера) хорошо изучено и зарисовано И. Н. Смигуновой (1991), которая установила, что у *L. nigropunctata* один промежуточный хозяин — кобылки (Acrididae) из отряда прямокрылых насекомых, как и у *Metroliasthes*. Соответственно у них только 2 последовательно сменяемые личиночные стадии — онкосфера и ларвоциста типа цистицеркоида.

Выявленное нами сходство между *Lyruterina*, *Sphaeruterina* и *Metroliasthes* свидетельствует о том, что они должны относиться к одной таксономической группе, родственной семейству биутеринид.

За последние годы мы переместили в подотряд тениат серию крупных таксонов из надсемейства Dilepidoidea подотряда Hymenolepidata. В итоге в подотряде тениат оказались семейства Taeniidae Rosmassler, 1832, Dipylidiidae Stiles, 1896, Mesocestoididae Perrier, 1897, Paruterinidae Fuhrmann, 1907, Biuterinidae Megglitt, 1927, Metadilepididae Spassky, 1959, Anonchotaeniidae Mathevossian, 1965, Gryporhynchidae Spassky et Spasskaya, 1973 с подчиненными им подсемействами и трибами. Возникает проблема установления генеалогических связей этих цестод, внешне резко различающихся по морфологии личинок и половозрелых особей и по характеру биологического цикла. В то же время, среди них выявляются группы близких друг другу семейств.

Первую группу составляют паразиты хищных и рыбоядных позвоночных — Dipylidiidae, Mesocestoididae и Gryporhynchidae. Все они в ходе онтогенеза используют трех хозяев: первого промежуточного (беспозвоночные), второго промежуточного (позвоночные) и окончательного. Соответствено они проходят 3 ларвальные стадии: первая личинка — онкосфера, вторая — церкоид, третья — ларвоциста (иначе — метацестода). У дипилидиид тип строения второй личинки еще не установлен, у мезоцестоидид это невооруженный церкосколекс, а у грипоринхин — церкосколекс с вооруженным хоботком.

Вторая группа объединяет семейства Taeniidae и Paruterinidae, дефинитивными хозяевами которых также служат хищные теплокровные млекопитающие и птицы. Их первая личинка — онкосфера, формируется в матке материнского членика в период пребывания в кишечнике предыдущего дефинитивного хозяина, следующая личинка — типа цистицерка или тетратиридия (арматиридия или кладотиридия). По нашему предположению, это третья личинка, а вторая (цер-

коид), видимо, «выпала» в ходе эволюции. Скорее всего, она тоже походила на вооруженный церкосколекс.

Третью группу составляют гельминты нехищных птиц, имеющие всего одного промежуточного хозяина из числа наземных беспозвоночных, в частности насекомых, но он установлен пока только для *Lyruterina* и *Metroliasthes*. В эту группу входят семейства Biuterinidae с подсемействами Metadilepididae и Anonchotaeniidae.

Наряду с другими биутериноидными цепнями в третью группу входят *Lyruterina* и *Metroliasthes* (гельминты куриных птиц), промежуточными хозяевами которых служат сухопутные насекомые-фитофаги. К давенеоидным цепням семейства Idiogenidae они не имеют отношения, но и с парутеринидами их генетические связи не очень тесные. Поэтому мы считаем возможным оставить их в надсемействе Biuterinoidea Meggitt, 1927, которое было выделено В. В. Корнюшиным (1989).

Триксенные таксоны отряда цепней — грипоринхиды, мезоцестоидиды, дипилидииды, проходящие 3 ларвальные стадии, по характеру жизненного цикла напоминают лентецов, относящихся к отряду Pseudophyllidea, но они очень далеки от них филогенетически; это сходство внешнее. Трехзяинный биологический цикл у этих групп метамерных цестод возник независимо и неодновременно, что может служить примером параллелизма эволюции ленточных гельминтов.

В итоге проведенных нами исследований значительно меняется схема классификации циклофиллидных цестод. По меньшей мере 7 семейств составляют подотряд Taeniata, где раньше значилось одно семейство тениид. Они распределяются на несколько групп, различающихся по характеру биологического цикла: 1) группа триксенных паразитов — Gryporhynchidae, Dipylidiidae, Mesocestoididae; 2) диксенные цестоды хищных теплокровных — Taeniidae и Paruterinidae (роль промежуточных хозяев у них выполняют позвоночные, чаще маммалии); 3) диксенные цестоды нехищных птиц — Biuterinidae, Metadilepididae и Anonchotaeniidae. Промежуточный хозяин известен только для представителей некоторых биутеринид (прямокрылые), но и у остальных эту функцию, видимо, также выполняют насекомые.

Вероятно, таксономический ранг и филогенетические связи тениат всех трех групп придется пересмотреть, когда будет расшифрован биологический цикл хотя бы типовых представителей входящих сюда таксонов группы семейства. В первую очередь это касается анонхотениин, отличающихся от прочих цепней червеобразной формой онкосферы, что предполагает и особые формы отношений с промежуточным хозяином, который пока не установлен.

Корнюшин В. В. Давенеоидеи. Биутериноидеи. Парутериноидеи // Моногенеи и цестоды. — Киев : Наук. думка, 1989. — 252 с. — (Фауна Украины; Т. 33, вып. 3).

Матевосян Е. М. Парутериноидеи — ленточные гельминты домашних и диких птиц // Основы цестодологии. — М. : Наука, 1969. — Т. 7. — 304 с.

Скрябин К. И. К перестройке систематики цестод отряда Cyclophyllidea (цепни) // Зоол. журн. — 1940. — **19**, вып. 1. — С. 3–13.

Смигунова И. Н. О цикле развития цестоды Lyruterina nigropunctata (Crety, 1890) Spasskaya et Spassky, 1971 (Cestoda, Idiogenidae) // Изв. АН КазССР. — 1991. — **5**. — С. 44–47.

Спасский А. А., Спасская Л. П. О генетической связи между парутеринидами от ночных и тениидами от дневных хищных птиц // Докл. АН СССР. — 1975. — **220**, 1. — С. 254–255.

Черткова А. Н., Косупко Г. А. Подотряд Mesocestoidata Skrjabin // Основы цестодологии. — М. : Наука, 1978. — Т. 9. — С. 118–229.

Georgiev B. B., Kornyushin V. V. Family Paruterinidae Fuhrmann, 1907 (sensu lato) // Key to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, 1994. — P. 559–584.

Schmidt G. D. Handbook of tapeworm identification. — Florida : CRC Press, 1986. — 675 c.

Прочие цитированные источники приведены в сводках В. В. Корнюшина (1989), Матевосян (1969), Чертковой и Косупко (1978), Georgiev et Kornyushin (1994) и Schmidt (1986).